Biogeographisch-ökologische Hintergründe der Faunenveränderung bei Heuschrecken (Saltatoria)

Günter Köhler

Abstract

The biogeographical-ecological background of faunal changes in Saltatoria. Biogeographically seen, many species of Saltatoria live in Central Europe both on their geographical altitudinal boundaries. Interpreting faunal changes the knowledge of habitat-preference, ecological grouping of species, and populationdynamics should be considered. The significance of Saltatoria as bioindicators consists in their differentiated reaction on complex (Mostly anthropogenous) habitat disturbances. The Saltatoria-fauna of the Central Saale-river valley / Thuringia is used as an example to demonstrate the different facets of faunal changes.

Zusammenfassung

Biogeographisch gesehen leben viele Heuschreckenarten in Mitteleuropa sowohl in geographischen wie altidudinalen Grenzbereichen. Zur Interpretation von Faunenveränderungen sind Ergebnisse zur Biotopbindung, ökologischen Artengruppierung und Populationsdynamik heranzuziehen. Die bioindikatorische Bedeutung der Heuschrecken besteht in ihrer differenzierten Reaktion auf komplexe (meist anthropogene) Störungen. Am Beispiel der Saltatoria des mittleren Saaletales/ Thüringen wird auf die Vielschichtigkeit der Faunenveränderung hingewiesen.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die zunehmende Zersiedelung unserer Landschaft, eine intensivierte landwirtschaftliche Nutzung von Flächen durch Düngung, Melioration und Umbruch sowie beträchtliche Industrieimmissionen in den letzten Jahrzehnten müssen zwangsläufig - weil unseren Erkenntnissen von Natur gehorchend - auch zu einer Verarmung der Tierwelt führen. Allein dies nachzuweisen, selbst mit der anerkannten ökologischen Unschärfe, ist des öfteren problematisch und bedarf einer entsprechenden Vergleichsbasis wie auch längerer Zeiträume.

Was bedeutet aber eigentlich Verarmung der Fauna? Zunächst eine lokale Verkleinerung der Populationsgröße (einer Art); in der Folge eine weitergefaßt lokale Verringerung der Zahl der Populationen (einer Art), nämlich dann, wenn einige erlöschen; schließlich verschwindet großräumiger gesehen eine Art, wenn auch ihre letzte Population ausgetilgt ist. Und in diesem Stufenprozeß, welcher genausogut in Richtung einer Zunahme und somit Faunenbereicherung ablaufen kann, befindet sich ständig jede Art an einer bestimmten, von Ort zu Ort noch verschiedenen Stelle.

Zustand und Wandel der Artenspektren zu erfassen, zu dokumentieren und daraus auf Bewahrung gerichtete Empfehlungen abzuleiten, ist und bleibt die kontinuierliche Aufgabe der Faunistik schlechthin.

Dennoch hat sich bei relativ gut bekannten Insektengruppen in den letzten Jahren eine Schwerpunktverlagerung vollzogen, die vom reinen Inventarisieren durch Nachweis von Arten weg zum stärker Quantifizieren durch Abschätzen von Populationsgrößen, regelmäßige Kartierungen und Langzeitbeobachtungen hinführt.

So geht es in diesem Beitrag auch nicht um den statischen Aspekt des Faunenspektrums, sondern vielmehr um die dynamische Seite des Faunenwechsels und um seine zunächst natürlich bedingten Hintergründe. Aussagen oder fundierte Spekulationen über Faunenveränderung sind aber nur dann sinnvoll, wenn (a) die Fauna eines Gebietes schon relativ gut bekannt und (b) die Systematik der betreffenden Tiergruppe halbwegs gefestigt ist. Für die Heuschrecken (wie Orthoptera überhaupt) in Mitteleuropa sind diese Bedingungen erfüllt und wir können dabei auf einen mindestens 100jährigen Forschungszeitraum zurückblicken, läßt man die wissenschaftlichen Heuschreckenfaunistik etwa 1882 mit BRUNNER v.WATTENWYLS 'Prodromus der europäischen Orthopteren'beginnen. Diesem Werk folgten in diesem Jahrhundert weitere umfangreiche, überwiegend morphologisch-systematische Bände für die Heuschrecken von Deutschland, Mitteleuropa bzw. Europa, die mit den Namen von TÜMPEL, ZACHER, GÖTZ und - vor allem - HARZ verknüpft sind. Es scheint, daß sich dabei in den letzten 50 Jahren die Artenzahl in Mitteleuropa nur wenig geändert hat und zumindest keine autochthone Heuschreckenart ausgestorben ist. Dennoch, einige Arten stehen offensichtlich kurz vor ihrem Verschwinden, und das scheinbar positive Bild verkehrt sich spätestens dann in seine Kehrseite, wenn auf Detailuntersuchungen einzelner Gebiete fokussiert wird.

Der Begriff der Faunenveränderung hat deshalb schon einen negativen Beigeschmack, denkt man doch für gewöhnlich zuerst an das Aussterben von Arten. Bei genauem Hinsehen handelt es sich aber um drei Prozesse der Arealdynamik (ausführlich in MÜLLER 1981), die sich auch gegenseitig überlagern können.

(1) Artenabnahme:

- Rückzug der Arealgrenze/lokales Aussterben (Regression)

(2) Artenzunahme:

- Vorschub der Arealgrenze / Neubesiedlung von Biotopen;
- Auftrennung von Arten (z.B. *C. biguttulus*-Gruppe - SCHMIDT 1978; v.HELVERSEN 1989; *Isophya pyrenaea/ I.kraussi*-HELLER 1988)
- Entdeckung von Fremdarten im Gebiet (*S.crassipes* - KÖHLER 1985);
- Entdeckung von Arten mit versteckter Lebensweise durch neuartige Nachweis-methoden/sound-Detektor (Phaneropterinae - FRÖHLICH und HOLTZEM 1987);
- Einschleppung von Arten (*M. meridionale* - TRÖGER 1986; *L. albovittata* - MARTENS & GLITZ 1985);

(3) Artenaustausch:

- Arten verschwinden, andere kommen hinzu (Mittleres Saaletal - KÖHLER 1987, Kap. 5).

Natürlich werden Aussagen zu diesen Prozessen immer mit einem gewissen Grade an Unsicherheit behaftet sein, doch ist offensichtlich, daß die zu einer Artenzunahme führenden (echten und unechten) Prozesse zahlenmäßig mehr sind und folglich die Heuschreckenfauna Mitteleuropas sogar noch etwas artenreicher werden müßte.Wohlgemerkt, das gilt nur für die Artenzahl eines verhältnismäßig großen Gebietes und ist eine Wahrscheinlichkeitsaussage, die noch konkret zu untersetzen wäre.

In den folgenden kurzen Ausführungen geht es um verschiedene Untersuchungsebenen zur Faunenveränderung bei Heuschrecken, faktisch von mehr holistischer zu immer stärker reduktionistischer Betrachtungsweise und somit auch darum, den notwendigen Zusammenhang beider zu demonstrieren. Unvermeidbar ist dabei eine Grenzüberschreitung in der Skalierung (vom Areal zum Biotop, von der Art zur Population; von der Fauna zur Faunula), was einen unterschiedlichen Wahrheitsgehalt von Aussagen auf verschieden generalisierten Ebenen zur Folge hat. (Beispielsweise läßt sich die Frage "Ist die Heuschreckenfauna eines Gebietes reicher/ärmer geworden?" je nach Betrachtungsebene eventuell ganz verschieden oder auch gar nicht beantworten.) Auf diese Ambivalenz und Problemhaftigkeit aufmerksam zu machen, ist ebenfalls Anliegen des Beitrages.Dabei stammen die aufgeführten Beispiele vielfach (m)einem begrenzten Erfahrungskreis und sich größtenteils auf die DDR bezogen; das Problem ließe sich aber genauso gut mit vielen, oft fundierteren Beispielen aus anderen Gegenden darstellen.

Biogeographische Voraussetzungen - Arealgrenzen/arealdynamik

Die aktuellen Verbreitungsgrenzen einer Art sind von unterschiedlicher Ursächlichkeit (Abb. 1, unteres Schema), wenn auch für Heuschrecken der klimatische Aspekt zumeist der Entscheidende sein dürfte (SCHMIDT 1987). Das heißt, eine Art kann nur dort existieren, wo ihre sämtlichen Entwicklungsstadien entsprechende Lebensbedingungen vorfinden und gleichsam den gesamten Zyklus garantieren. Infolge der natürlichen Klimaschwankungen werden sich aber auch die Lebensbedingungen ständig ändern, sodaß Populationen an den Grenzen des Areals am ehesten beeinflußt werden. Die grundlegenden Vorstellungen über den Ursprung der paläarktischen Heuschreckenfauna und die durch das Pleistozän modifizierten Verbreitungsmuster der Arten wurden von UVAROV (1929) entwickelt und sind noch heute im wesentlichen anerkannt. Vor allem durch neuere biogeographische Untersuchungen in Mittelasien und Sibirien läßt sich das Gesamtareal vieler Arten bereits gut eingrenzen (SERGEEV 1986). In den meisten Fällen sind aber die ökophysiologischen Ursachen dafür nicht exakt nachvollziehbar und durch intrapopulare Anpassungsprozesse verdeckt. Zudem kennt man den früheren Zustand der Verbreitung oft nicht, und erst standardisierte großräumige Kartierungen, wie z.B. die Europa-Kartierung für Wirbellose (European Invertebrate Survey) seit Beginn der 70 er Jahre, schaffen eine exakte Vergleichsbasis für weitere Untersuchungen. Die Bearbeitung der Heuschrecken in diesem Rahmen ist aber noch längst nicht abgeschlossen.

Veränderungen der Heuschreckenfauna sind dabei sowohl an geographischen (den eigentlichen Arealgrenzen) wie auch altitudinalen Grenzen zu erwarten, da das Areal einer Art ein in geographischen Größenordnungen kompliziertes dreidimensionales Gebilde ist (Abb. 1); für beides sollen im folgenden einige Beispiele gebracht werden.

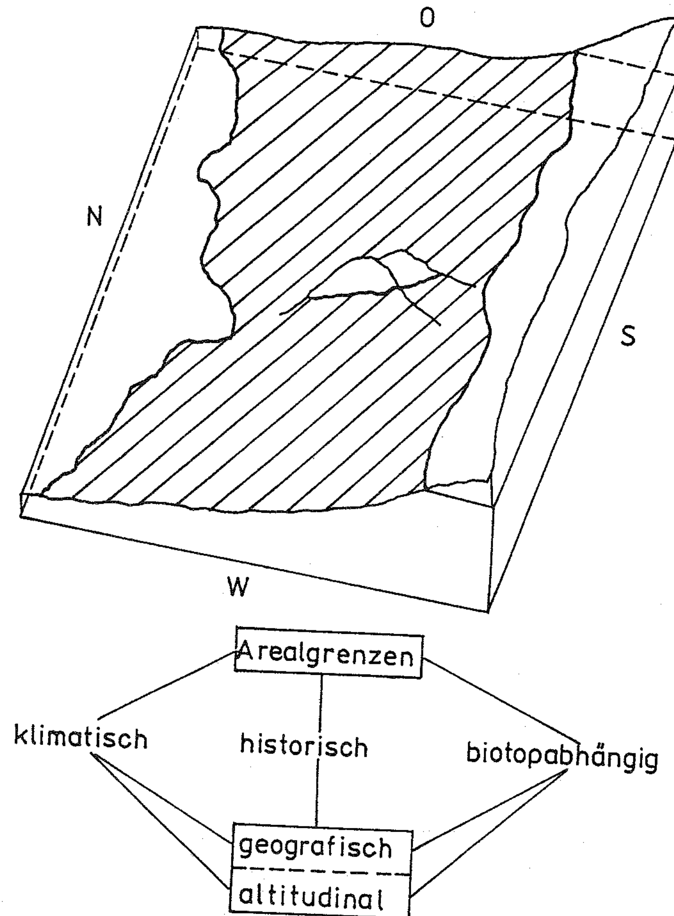


Abb.1: Schematischer Ausschnitt des Areals einer Heuschreckenart in Mitteleurop.(oben) und Ursachen für mögliche Grenzverbreitung (unten)

Geographische Grenzen

Auf Verbreitungsgrenzen von Heuschrecken in Mitteleuropa hat bereits ZACHER (1917) hingewiesen, der seinem Buch "Die Geradflügler Deutschland..." auch die ersten genaueren Arealgrenzkarten beifügte. Obwohl kaum schlüssig zu beweisen, so deuten doch viele Anzeichen auf einen indirekten Einfluß des Pleistozäns auf die aktuellen Verbreitungsmuster einer Reihe von Arten hin, der vielleicht durch klimatische Effekte der Gegenwart noch unterstützt wird.

So leben auf dem Gebiet der DDR 19 von insgesamt 55 Arten an ihrer Arealgrenze (KÖHLER 1988). Nach der Ausrichtung einer solchen Grenze lassen sich dabei solche mit Nord- (13 Arten), Nordwest- (4 Arten), West- (1 Art) und Ostgrenze (1 Art) unterscheiden, wobei in der erstgenannten Gruppe auch jene 4 - 5 Arten enthalten sind, die offensichtlich nur in Exklaven (Vorposten oder Relikten) außerhalb ihres zusammenhängenden Verbreitungsgebietes leben. Einige Beispiele dafür sind in Abb. 2 dargestellt.

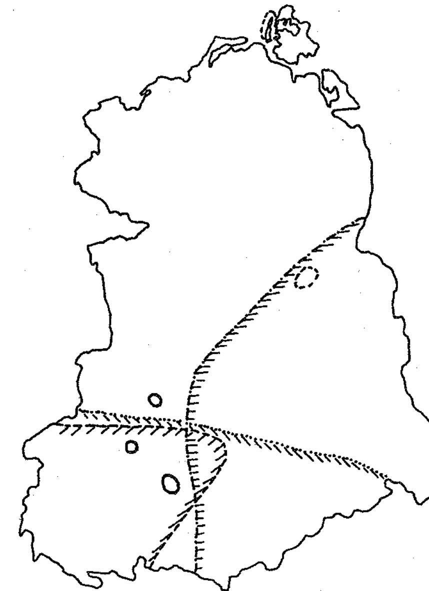


Abb.2: Verbreitungsgrenzen ausgewählter Heuschreckenarten in der DDR. (In Anlehnung an KÖHLER 1988)

-------- L.punctatissima (Ostgrenze),
-.-.-.- L.albovittata (Westgrenze),
.... O.germanica (Nordgrenze),
________ P.falcata (nördliche Exklaven).

Die überwiegend auftretende Nordbegrenzung ist schließlich auch die Ursache für den größeren Artenreichtum der südlichen Teile gegenüber den nördlichen Teilen der DDR. Jene Arten mit Grenzverbreitung kommen zumeist in Trockenrasen vor und bedürfen der besonderen Aufmerksamkeit des Faunisten, ist doch bei ihnen am ehesten mit positiven wie negativen Populationsverschiebungen zu rechnen, welche wohl in den wenigsten Fällen anthropogene Ursachen haben.

Bezieht man die Heuschreckenfauna der BRD in diese Überlegungen ein, so erhöht sich der Anteil an Grenzverbreitungsarten weiter, allerdings kommt hier der Hochgebirgseffekt hinzu, nach dem in Südwestdeutschland bereits eine Reihe alpin verbreiteter Arten auftritt (z.B. HARZ 1960).

Altitudinale Grenzen

Die Begrenzung der Heuschreckenarten in ihrer Höhenverbreitung ist ambivalenter Natur und dürfte wohl weitgehend klimatisch bedingt sein (SCHMIDT 1987). Im Mittelgebirge bedeutet dies, daß mit nach oben abnehmender verfügbarer Wärmesumme der Entwicklungszyklus von immer weniger Arten vollendet werden kann. Dieser Effekt zeigt sich bereits deutlich an den Mittelgebirgen der DDR. Geht man hier von zirka 40 Arten im Vorland aus, so bleiben in den Gipfellagen von Erzgebirge, Thüringer Wald und Harz jeweils nur etwa 5 Arten übrig (Abb. 3), die aber zwischen den drei Massiven (wohl auch durch verschiedene maximale Höhen bedingt) nicht ganz identisch sind. Solche Arten sind z.B. *M. brachyptera*, *M. maculatus*, *O. viridulus* und *C. parallelus*.

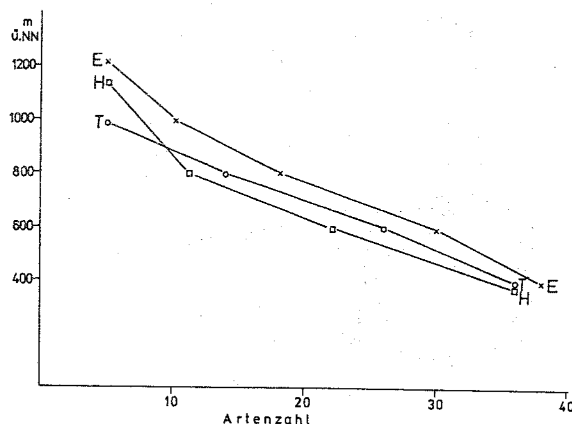


Abb.3: Zahl der Heuschreckenarten in Abhängigkeit von derHöhenlage in Mittelgebirgen der DDR.

E - Erzgebirge (SCHIEMENZ 1966), eigeneBeobachtungen
T - Thüringer Wald (OSCHMANN 1966),
H - Harz (KÜHLHORN 1955).

Betrachtet man die Artenzahl-Höhenstufen-Kurve in Abb.3 etwas genauer, so fällt der leichte Knick in den Kammlagen von Erzgebirge und Harz auf, was möglicherweise darauf hindeutet, daß es in den oberen 200 - 300 m zu einem etwas stärkeren Artenrückgang kommt, der zudem noch von einer Reduzierung der jeweiligen Populationsgrößen begleitet ist.

Für das Hochgebirge trifft dies natürlich erst recht zu, doch andererseits finden einige Arten gerade und nur hier ihre günstigsten Existenzbedingungen (z.B. *M. alpina*, *P. pedestris*), weil für sie vermutlich die niederen Lagen zu warm und zu trocken sind. Daher fand SMETTAN (1986) für das Kaisergebirge/Tirol eine zweigipflige Artenzahl-Höhenstufe-Kurve.

ÖKOLOGISCHE VORAUSSETZUNGEN - NISCHEN UND POPULATIONEN

Innerhalb ihres Areal kommt jede Heuschreckenart nur in bestimmten Biotopen vor und unterliegt dort einem raumzeitlichen Einflußgefüge, das im folgenden grob charakterisiert werden soll.

Biotopbindung

Aus einer Vielzahl von Freilandbeobachtungen und Laborexperimenten läßt sich ableiten, daß Biotopbindung bei Heuschrecken ein multifaktorieller Komplex ist, dessen Einzelfaktoren untereinander in mehr oder weniger starker Wechselwirkung stehen und anscheinend im Mikroklima, dem somit eine dominierende Rolle zuerkannt wird, zusammenlaufen (u.a. FRANZ 1933, RABELER 1955, OSCHMANN 1973, BROCKSIEPER 1978). Allgemein-ökologisch ausgedrückt bedeutet dies die Kongruenz von artspezifischen Nischen-Hyperräumen (seitens der Heuschrecken) mit dem Valenzangebot des Biotops. Konkret-ökologisch sind mindestens 6 biotopspezifische Faktoren daran beteiligt, welche auf etwa dieselbe Zahl an ökologisch-ethologischen Prozessen der Heuschrecken einwirken, und für deren Darstellung die Form einer Matrix mit einseitiger Leserichtung gewährt wurde (Tab.1, S. 10). Diese einfache Übersicht zeigt, daß die an einer Biotopbindung beteiligten Faktoren zu etwa 70 % miteinander verwoben sind (22 realisierte von 30 potentiellen Abhängigkeiten).

Ökologische Artengruppierungen

Die Fauna eines bestimmten Gebietes läßt sich nun nach verschiedenen Gesichtspunkten charakterisieren, in dem Maße, wie die einzelnen Arten auf die gewählten Eigenschaften aufgeteilt werden können. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit für zwei grobe Vorhersagen:

- erstens zum Spektrum der zu erwartenden Arten in bestimmten Biotopen,
- zweitens zur Reaktion von Heuschrecken-Assoziationen auf Biotopveränderungen, wobei mit abnehmender Größe des betrachteten Gebietes (und geringer werdender Biotpmannigfaltigkeit) die getroffenen Aussagen präziser ausfallen werden.

Hier soll nun beispielhaft auf die Heuschreckenfauna der DDR Bezug genommen werden, und diese in ihrer Zusammensetzung nach 6 Kriterien geprüft werden, von denen aber die beiden ersten nicht von ökologischer Relevanz sind (Abb. 4, S. 12).

Hinsichtlich der systematischen Gruppen entfällt reichlich die Hälfte der Arten auf die Kurzfühlerschrecken (Caelifera), knapp die Hälfte dann entsprechend auf die Langfühlerschrecken (Ensifera). In erstgenannter Gruppe dominieren wiederum die Feldheu-

Tab.1: Abhängigkeitsmatrix (von links zu lesen) von Faktoren, welche die Biotopbindung bei Heuschrecken beeinflussen. F: Feuchte, S: Strahlung, T: Temperatur, Wh: Wasserhaushalt, + Einfluß vorhanden, - Einfluß fehlt, x entfällt.

Faktoren	seitens des Biotops						seitens d. Heuschrecke (ökol.-ethol.)		
	Bodenstruktur	Mikroklima			Vegetation		Ei	Larve	Imago
		T	F	S	Assoz.	Struktur			
Bodenstruktur	x	+	+	+	+	-	Wh	-	Eiablage
Mikroklima: T	+	x	+	-	+	-	Wh Entwicklung	Wh Entwicklung	Wh Entwicklung Eiablage Gesang/Balz
F	+	+	x	-	+	-	Wh Entwicklung	Wh	Wh Eiablage
S	+	+	+	x	+	-	-	Wh Entwicklung	Wh Entwicklung Eiablage Gesang/Balz
Vegetation: Assoz.	+	+	+	+	x	+	Wh	Ernährung	Ernährung Eiablage
Struktur	-	+	+	+	-	x	-	Bewegung Deckung	Bewegung Deckung Balz

schrecken (Acrididae), in letztgenannter die Laubheuschrecken (Tettigoniidae). Bei der Herkunft "unserer" mitteleuropäischen Arten werden hier der Einfachheit halber nur drei Kategorien unterschieden, von denen diejenige angarischer (viele Acrididen) über jene atlantischer Herkunft deutlich überwiegt, während die Vertreter der ehemaligen Tertiärfauna in der Minderzahl geblieben sind. Dies bedeutet, daß die meisten Arten ihr Ursprungsgebiet weit außerhalb Mitteleuropas (bis in den sibirischen Raum hinein) besitzen, und biogeografisch betrachtet bei uns an den Arealrändern leben.

Vielleicht ist das ein - großklimatisch bedingter - Grund dafür, weshalb die Heuschrekkenpopulationen Mitteleuropas im allgemeinen in vergleichsweise niedrigen Populationsdichten auftreten und Massenvermehrungen recht selten sind. Demgegenüber können offenbar in den Verbreitungszentren unglaublich hohe Abundanzen erreicht werden, wie es beispielsweise von *C. albomarginatus* aus Ost-Sibirien bzw. Jakutien mit 150 - 1000 (!) Ind./m^2 bekannt geworden ist (RUBTZOV 1935, KARELINA 1961).

Entscheidender für die zunehmende Verwendung von Heuschrecken-Daten als bioindikatorische Entscheidungshilfen sind aber die ökologischen Charakteristika einer Fauna. Für die Biotopfeuchte ergibt sich, daß etwa die Hälfte der Arten xerophil ist, mithin trockene und meist auch warme Örtlichkeiten bevorzugt, während nur ganz wenige ausgesprochen feuchtigkeitsliebend, hygrophil, sind, und die restlichen, oft euryöken Arten mehr den mesophilen Bereich präferieren. Eine großräumige Entwässerung der Landschaft wird also zuerst den Rückgang der (wenn auch zahlenmäßig wenigen) hygrophilen Arten zur Folge haben.

In ihrer Bindung an die Vegetationsschicht ist mehr als die Hälfte der Arten graminicol (in der Grasschicht lebend), etwa ein Viertel terricol (bodennah lebend), und die übrigen Arten bevorzugen Gebüsche (arbusticol) oder gar Bäume (arboricol) Sukzessionsprozesse, wie im mittleren Saaletal, werden also über längere Zeit das Spektrum zu letzteren hin verschieben. Weiterhin sei noch die Art der Ernährung erwähnt, wobei drei Viertel der heimischen Arten phytophag, das restliche Viertel zoophag bzw. bryophag (als Sonderform der Phytophagie-Tetrigidae) ist. Schließlich zeigt sich im Hibernations- (Diapause-) Stadium, daß Heuschrecken in den meisten Fällen als Embryo (im Ei) und nur wenige Arten (Grillen und Dornschrecken) als späte Larven und/oder Imagines, z. T. auch mehrfach, überwintern. Durch die umfangreichen Experimente von INGRISCH (u.a. 1985, 1986) gilt inzwischen auch als gesichert, daß einige Laubheuschreckenarten im Eistadium ebenfalls mehrfach (meist zwei- bis dreimal) überwintern. Bezieht man die in der BRD noch hinzukommenden Arten mit ein, so verschieben sich die Anteile geringfügig zugunsten der hygrophilen bzw. terricolen Arten.

Eine für unser Gebiet typische Heuschrecke wäre also angarischer Herkunft, sie würde auf trockenen Wiesen leben, sich von den dort wachsenden (Süß-)Gräsern ernähren und als Ei überwintern, was für viele der (kontinentalen) Acridenarten zutrifft. Anzumerken ist aber noch, daß die Einteilung von Arten nach den genannten Kriterien mitunter nicht eindeutig zu treffen ist, zwar die Bevorzugung für eine Gruppe überwiegt, doch ebenso Populationen auftreten, die abweichend davon reagieren. Weiterhin, und insbesondere bei Laubheuschrecken, können die Ansprüche der Larven etwas von denen der Imagines differieren, z.B. in der bevorzugten Vegetationsschicht oder im Nahrungsspektrum.

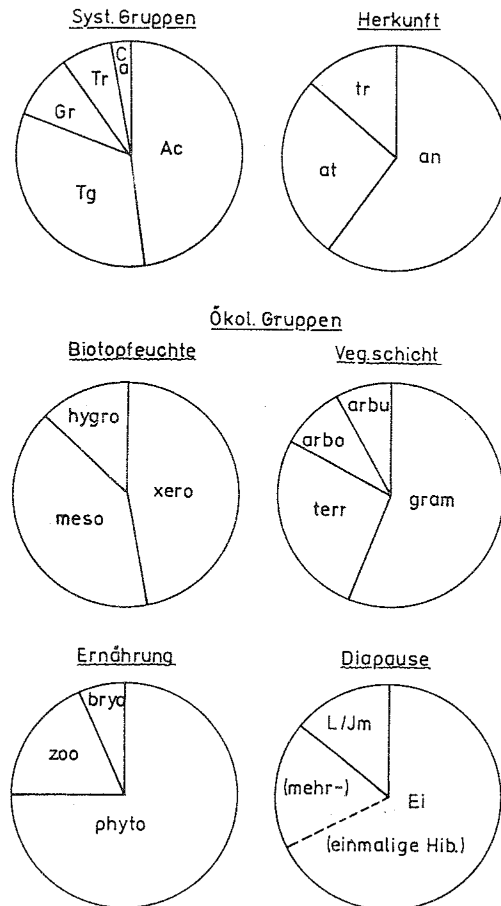


Abb.4: Die Heuschreckenfauna der DDR, eingeteilt nach systematischen, biogeographischen und ökologischen Kriterien. *Weitere Erläuterungen im Text.*

Populationsdynamik

Faunistische Angaben bedürfen in der Regel keiner Untersetzung durch die Populationsdynamik der betreffenden Arten. Allerdings werden die Daten zur Faunistik dadurch gewonnen, daß zu einem bestimmten Zeitpunkt eine Art in Form eines (oder mehrerer) ihrer Entwicklungsstadien gefunden und registriert wird. Bei Heuschrecken ist dies meist das adulte Tier, welches morphologisch wie ethologisch am sichersten zu determinieren ist. Wird nun versucht, die faunistischen Daten qualitativ zu untersetzen oder auch nur zu interpretieren, ist Wissen um die Populationsdynamik unbedingt notwendig.

Im folgenden sollen dabei nur jene Gesichtspunkte gestreift werden, von denen quantitativ-faunistische Aussagen unmittelbar beeinflußt werden. Doch eine weitere Einschränkung ist angebracht: es sollen hier nur die Feldheuschrecken (Acrididae) als Beispielgruppe herangezogen werden. Zum einen, weil deren Dynamik (weltweit) besser als die anderer Heuschreckengruppen untersucht ist, zum anderen, weil es sich in der Regel um univoltine Arten handelt im Gegensatz zu vielen unserer Laubheuschrecken (INGRISCH 1986); und daraus folgt eine wesentliche übersichtlichere Populationsdynamik von Generation zu Generation.

(1) Ermittlung der Populationsdichte

Nahezu alle einschlägigen Fangverfahren sind wohl auch schon für Heuschrecken angewandt worden, und je nach gewünschtem Ergebnis wird man sich für das eine oder andere entscheiden müssen.

Es gilt auch hier die hinlänglich bekannte Erfahrung, daß es nicht das Fangverfahren für Heuschrecken gibt, sondern je nach systematischer Gruppe, Lebensweise, Vegetationsverteilung und -struktur, Untergrund und verfügbarem Zeitaufwand muß die Auswahl getroffen werden.

Dem roten Faden dieses Beitrages folgend, interessieren hier aber vor allem solche Methoden, die Hinweise auf die vorhandene Populationsgröße liefern, in der Regel also unmittelbar flächenbezogene Verfahren, deren Ergebniszahlen am ehesten dem Begriff der 'Abundanz' der konkret flächenbezogenen Populationsgröße, entsprechen.

Solche allgemeinen Methoden, die nach konkreter Situation wiederum vielfältig abgewandelt werden können, sind in Tab.2 zusammengestellt. Aus ihr wird deutlich, daß jedes Verfahren seine Spezifik hat und keine zwei Methoden dasselbe Ergebnis liefern; und wenn sie sich weitgehend gleichen, so ist zumindest deren Fängigkeit (Tab.2, rechte Spalte; hier nach Versuchen in Halbtrockenrasen) verschieden.

Tab.2: Fang- und Erfassungsmethoden für freilebende Stadien der Saltatoria mit Angaben zur qualitativen Einschätzung der erhaltenen Werte (Fängigkeit nach KÖHLER 1987 b)

METHODE	ZEIT	FLÄ	STAD	FANG
Biozön./Saugsammler	●	x	L,Im	100%
Biozön./Exhaustor	●	x	L, Im	79%
Keschern/Leerfang	●	x	L, Im	50%
Keschern/standardisiert	●	(x)	L, Im	11%
Visuelles Zählen	●	(x)	(L),Im	
Akustisches Zählen	●	(x)	ad.♂(♀)	
Fang/Wiederfang	--	x	Im	
Gelbschalen	--	-	L, Im	
Bodenfallen	--	-	L, Im	

LEGENDE:

ZEIT = Fangzeitraum
FLÄ = Flächenbezogenheit
STAD = erfaßbare Stadien
FANG = Fängigkeit
(Biozön. = Biozönometer)

● = Momentaufnahme
() = mit Einschränkungen

2) Populationskurve

Bei mehrmaliger Anwendung einer Erfassungsmethode im Laufe der Vegetationsperiode erhält man eine Populationskurve, die sich wiederum aus den Kurven der einzelnen Stadien (bei Acrididen gewöhnlich 4 Larvenstadien und das Imaginalstadium) zusammensetzt. Die idealisierte Form einer solchen Kurvenschar ist in Abb. 5 dargestellt. Die Abweichungen in Freilandpopulationen betreffen dabei die Form der Kurve (bedingt durch die Fangabstände und die Mortalität), die zeitlichen Abstände der Stadienkurven (die sich bei ansteigenden Sommertemperaturen annähern) sowie die Relationen der Kurvenmaxima zueinander (in Abhängigkeit von der stadienspezifischen Mortalität).

Faßt man sämtliche Stadien zusammen, so ergibt sich eine Gesamtpopulationskurve ähnlicher Form über den größten Teil der Vegetationsperiode (in Abb. 5 als Strichlinie). Kennzeichnend für Heuschrecken bleiben aber folgende Merkmale der Einzel- wie der Gesamtkurve:

a) Streckung über mehrere Wochen infolge Schlupfpolymorphismus aus den Eiern und unterschiedlichem Bodenfeuchteregime;

b) Maximum mehr oder weniger deutlich nach links verschoben, mithin keine Normalverteilung (keine Glockenkurve);

c) abfallende Maxima von L 1 bis L 4 durch stadiale Mortalität, aber Höchstwert dann in der Imago (vollständiger Fängigkeit, schnellere Entwicklung aller Stadien im Hochsommer, längere Lebensdauer).

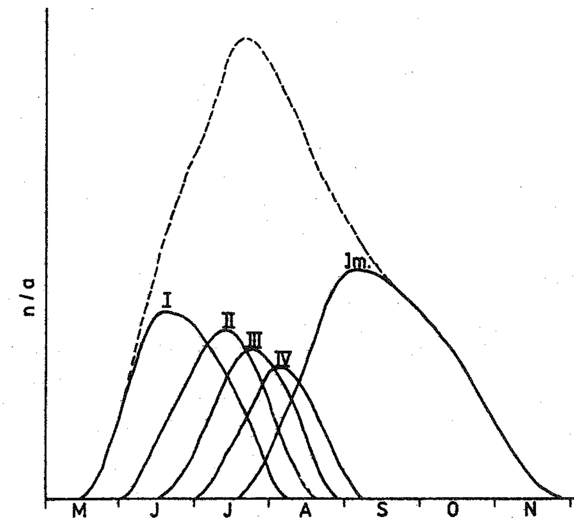


Abb.5:Idealisierte Stadienabundanzkurven und Gesamtkurve (Strichlinie) einer Acrididenpopulation in Mitteleuropa.

Der gestaffelte Schlupf, die daraus folgenden Stadienkurven und die ebenso zu erwartenden gestaffelte Häutung einer Stadiengruppe verhindern, daß unmittelbar aus den erhaltenen Fangdaten bzw. Fangzahlkurven die wahre Populationsgröße bzw. auch die Größe der Stadiengruppen abgelesen werden kann. Solcherart Stadienfrequenz-Daten bedürfen in der Folge weiterer, meist rechnerischer, aber auch geometrischer Verfahren, mit deren Hilfe genauere Angaben möglich werden. Allerdings basieren diese meist auf weiteren Annahmen, wie z.B. gleiche Erfaßbarkeit aller Stadien durch die angewandte Methode, konstante tägliche Überlebensrate und Normalverteilung der Werte sowie auf technische Vorgaben, wie regelmäßige Intervalle zwischen den Erfassungsterminen.

In Bezug auf Acrididen hat sich insbesondere Manly (1974 a und b sowie in weiteren Arbeiten) mit dieser Problematik auseinandergesetzt und die 5 wichtigsten Methoden mit Hilfe simulierter Daten von 4 unterschiedlichen Populationstypen untereinander verglichen. Als Beispiel seien die berechneten Schätzwerte (engl. 'estimates') zu stadienspezifischen Überlebensraten für den Populationstyp II aus Manly (1974 b) herausgegriffen (Tab.3). Sie zeigen den Grad der Abweichungen (bis zu 40%), wie er sich nach Berechnung mit den verschiedenen Verfahren ergibt; und in gleicher Weise läßt sich das auch für die Größen der konkreten Stadiengruppen zeigen.

Die Frage, welche Methode davon denn die Angemessenste sei, muß mithin genauso beantwortet werden, wie die nach dem geeignetsten Fangverfahren. Die Berechnungsmethode gibt es nicht, sondern entsprechend der verfügbaren Wertestruktur und den Fangintervallen sollte die Auswahl erfolgen, wobei Manly's Simulationen aber gezeigt haben, daß sein eigenes Verfahren (1974 a) und jenes von Kiritani und Nakasuji (1967, durch Manly 1976, 1977 erweitert) die besten Werte liefern. Die aus der Tab. 3 ersichtliche scheinbar beste Annäherung der Mittelwerte nach dem Verfahren von DEMPSTER leidet demgegenüber an den überaus hohen Standardabweichungen (s.S.17).

Dispersion/Dismigration

In ihren Biotopen sind die Individuen einer Art nicht in jedem Falle gleichmäßig verteilt und es können Teile höherer mit solchen niederer Dichte abwechseln (patchiness), was eine Folge der oftmals kaum wahrnehmbaren, mosaikartig verteilten Biotopunregelmäßigkeiten (Relief, Neigung, Exposition, Raumstruktur) ist.

Grundlage für den Dispersionsstatus einer Population bleibt somit das Verteilungsmuster von Mikrobiotopen, deren Größe nach unseren Erfahrungen in Halbtrockenrasen für Acrididen bei nur wenigen Quadratmetern liegt.

Seit den Markierungsversuchen von RICHARDS UND WALOFF (1954) mit *C.brunneus* und *C.parallelus* weiß man um kleinräumige Ortsveränderungen bei paläarktischen (Feld-)Heuschrecken, die je nach Ausmaß die Schlußfolgerungen bzw. Berechnungen aus abundanzdynamischen Erhebungen mehr oder weniger stark verfälschen können. Die Ursachen für derartige Dismigrationen sind im aktiven Aufsuchen günstiger Biotopbereiche (zur Nahrungsaufnahme, Eiablage oder Aufrechterhaltung optimaler physiologischer Zustände) zu suchen. Neben diesem Verhalten üben Heuschreckenpopulationen aber auch einen Ausbreitungsdruck auf benachbarte, ähnlich strukturierte, weniger stark besiedelte Flächen aus. So ergab ein Versuch auf einer insektizidbegifteten, kreisförmigen Rasenfläche im August/September nach einem Monat Wiederbesiedlungsraten von 100 - 25 % je nach Entfernung vom Zentrum der Begiftung (Abb.6; Radius von 12,5 m; PETER et al. 1981). Aus dieser Abbildung läßt sich auch eine Ausbreitungsgeschwindigkeit von zirka 3m / Tag für die schnellsten Individuen (Imagines) ablesen. Zweifellos gehen diese Überlegungen bereits viel zu sehr ins ökologische Detail, doch sollten sie zumindest auch von faunistisch Tätigen gewußt und gedanklich berücksichtigt werden.

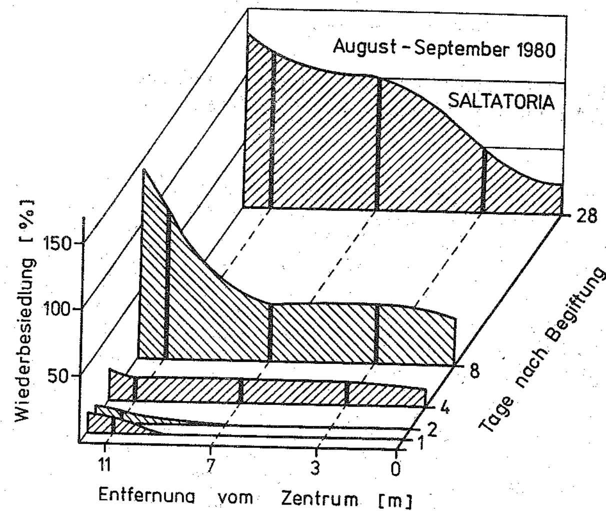


Abb.6: Wiederbesiedlung einer begifteten Rasenfläche durch (Feld-) Heuschrecken (Spätsommer-Aspekt). Aus PETER et al. (1981).

Tab.3 : Mittlere stadienspezifische Überlebensraten (und Standardabweichungen), berechnet aus Simulationsdaten nach 5 verschiedenen Verfahren. Unterstrichen: von Simulation nicht signifikant verschiedener Mittelwert (5%-Niveau). Gekürzt aus MANLY(1974b, Tab.8; Populationstyp II).

Stadium	Simulationswert	RICHARDS u. WALOFF	RICHARDS et al.	DEMPSTER	KIRITANI u. NAKASUJI	MANLY
1	0,60	0,82± 0,02	0,57± 0,04	0,56± 0,33	0,66± 0,01	0,67± 0,04
2	0,64	0,76± 0,06	0,71± 0,11	0,64± 0,22	0,56± 0,01	0,55± 0,05
3	0,37	0,44± 0,05	0,34± 0,08	0,31± 0,13	0,41± 0,02	0,51± 0,07
4	0,51	0,34± 0,07	0,69± 0,25	0,50± 0,14	0,37± 0,03	0,41± 0,16

Störgrößen

Man kann wohl davon ausgehen, daß sich die Heuschreckenfauna eines Gebietes auch ohne menschliche Eingriffe ständig, wenn auch langsamer und anders, verändert. Insofern ist der Begriff 'Störgröße' fehl am Platze, handelt es sich doch um einen natürlichen Vorgang, der sich faktisch selbst stören würde (was z.B. nur nach Naturkatastrophen geschieht). So wie der Begriff aber hier gebraucht wird, bezieht er sich vorrangig auf anthropogene Einflüsse, die ihrerseits den natürlichen Gang der Ereignisse 'stören' und in diesem Sinne soll er gedacht sein.

Veränderungen in der Heuschreckenfauna eines Gebietes beginnen immer mit solchen in einzelnen Saltatorien-Assoziationen, die wiederum meist Folgen von Biotopveränderungen sind. Die Auslöser dafür sind vielfältiger Art, aber häufig kommt es dabei zu einer deutlich sichtbaren Störung der Raumstruktur der Biozönose. Dies ist auch der Grund, weshalb in Abb.7 gerade die raumstrukturelle Komponente als generelle Bezugsbasis für Faunenveränderung genommen ist, und es wird versucht, die einzelnen Störgrößen in ihrer Wirkung auf die Arten-und Individuenzahlen abzuschätzen. Allerdings wird dabei übersehen, daß jede solche Störung außerordentlich komplexer Natur ist und neben der räumlichen noch eine zeitliche und eine intensitätsgebundene Komponente aufweist.

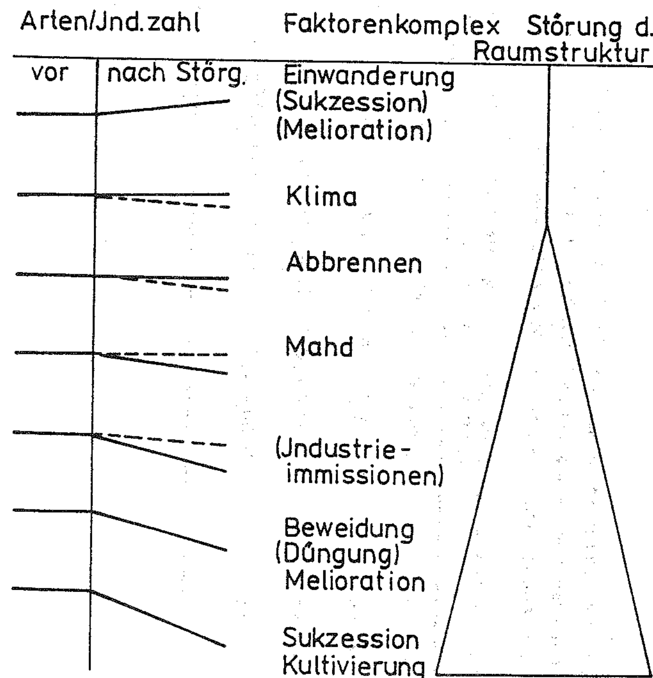


Abb. 7: Tendenzielle Veränderungen in der Arten- und Individuenzahl von Heuschrecken unter dem Einfluß von natürlichen und anthropogenen Faktorenkomplexen. In Klammern: Einflüsse, die der angegebenen Störung von Raumstruktur an dieser Stelle nicht entsprechen.

Dem ist nun durch die Abb.8 Rechnung getragen und hier zeigt sich, daß keine der aktuell weitverbreiteten Störungen der anderen gleicht und folglich in ihrer Wirkung (auch auf Heuschrecken) getrennt von anderen untersucht werden muß.

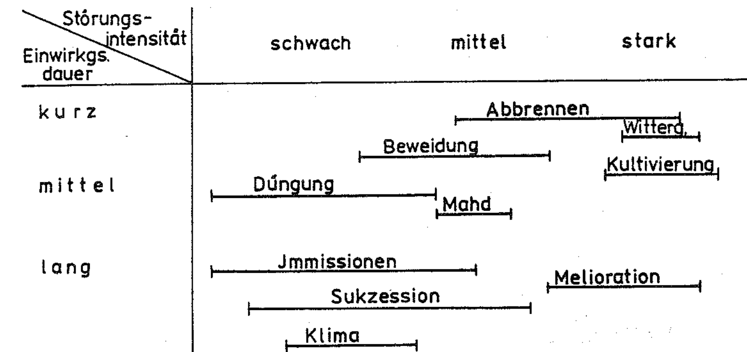


Abb.8: Anordnung komplexer Störungen (siehe Abb.7, außer Einwanderung) in eine Zeit-Intensität-Matrix vor dem Hintergrund einer Beeinflussung der Heuschreckenfauna.

Als weitere Schwierigkeit kommt hinzu, daß ein und derselbe Effekt in verschiedenen Biozönosen oder in gleichen Biozönosen an verschiedenen Orten nicht unbedingt die gleichen Folgen haben muß und mehrere Störgrößen sich meist überlagern. Die macht generalisierende Einschätzungen - wie überhaupt in der Ökologie - nur zu einem gewissen, meist unverbindlichen Grade möglich und erfordert deshalb immer neue Detailuntersuchungen.

Zeitraum und Qualität der Faunenveränderung:ein Fallbeispiel

Verständlicherweise lassen sich bei der Komplexität des Prozesses, der sich aus vielen kleinen, schwer kalkulierbaren Teilprozessen zusammensetzt, keine überall gültigen Angaben für die zeitliche Komponente von Faunenveränderungen machen.

Von Ort zu Ort, auf lokaler anders als auf landschaftlicher Ebene, und je nach zeitlicher Skalierung werden die Ergebnisse verschieden ausfallen; Grund genug, um dies an möglichst vielen Stellen zu untersuchen.

Als Fallbeispiel soll hier die Heuschreckenfauna des mittleren Saaletals um die Stadt Jena angeführt werden. Das Gebiet ist eine Trias-Landschaft, in die während des Pliozäns und Pleistozäns tiefe Täler eingeschnitten wurden, so daß der heutige Höhenunterschied von der Flußaue (ca. 150 m ü.NN) über die Rötsockel bis zu den Muschelkalkplateaus (ca.380 m ü.NN) immerhin 230 m beträgt. Dadurch ist eine Landschaft mit einer Vielzahl an (auch Extrem-) Biotopen entstanden, in der 197 Pflanzen-Assoziationen, davon 45 Graslandgesellschaften, ausgewiesen sind (Heinrich und Marstaller 1973). Zusammen mit weiteren Gebüsch- und Saumgesellschaften bilden diese auch zahlreiche geeignete Biotope für Heuschrecken.

Hier konnten im Zeitraum 1980-1985 insgesamt 33 Saltatorienarten auf 75 km^2 nachgewiesen werden (Köhler 1987a), was 60% der DDR-Fauna und 80% der Thüringen-Fauna ausmacht. Eine ähnliche Bestandsaufnahme führte aber schon Oschmann (1955) unter

Einbeziehung von älteren Angaben durch und er erhielt für das Gebiet eine Artenzahl zwischen 30 und 34. Folglich ist also die Zahl der Arten über 40-50 Jahre hinweg ziemlich konstant geblieben. Doch bei genauem Hinsehen lassen sich Beispiele für alle drei in Kap.1 genannten Möglichkeiten der Faunenveränderung finden:

(1) Vermutlich ausgestorbene Arten: *Gryllotalpa gryllotalpa; Oedipoda caerulescens, Mecostethus grossus; Omocestus haemorrhoidalis; Chorthippus montanus* (5 Arten)

(2) im Rückgang begriffene Arten: *Decticus verrucivorus, Tetrix subulata, Oedipoda germanica* (3 Arten)

(3) seltene (lokal vorkommende Arten): *Myrmecophila acervorum, Omocestus viridulus, Stenobothrus nigromaculatus, Myrmeleotettix maculatus, Chorthippus mollis, Chorthippus dorsatus* (6 Arten)

(4) in Ausbreitung begriffene Arten: *Phaneroptera falcata, Isophya pyrenaea (? I.kraussii ?), Meconema thalassinum, Psophus stridulus, Euthystira brachyptera, Chorthippus apricarius, Chorthippus albomarginatus* (7 Arten)

(5) für das Gebiet neue Arten: *Leptophyes punctatissima* (1 Art)

Somit steht fünf verschwundenen Arten nur eine neue Art gegenüber, was eine Verarmung der lokalen Heuschreckenfauna bedeutet. Andererseits sind weitere drei Arten im Rückgang, aber sieben in Ausbreitung begriffen, was wiederum einer gewissen faunistischen Bereicherung entspricht. Unberücksichtigt bleibt dabei die Zahl und die Größe der verschiedenen Biotope, und hier ist es im betrachteten Zeitintervall zweifellos zu bedeutenden Einschränkungen gekommen. Dieses kleine Beispiel zeigt bereits die Vielschichtigkeit faunistischer Ergebnisse.

Verfasser:
Dr. Günter Köhler
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Sektion Biologie/ WB Ökologie
Neugasse 23
Jena, DDR - 69 00

Literatur

Brocksieper, R. (1978): Der Einfluß des Mikroklimas auf die Verbreitung der Laubheu schrecken, Grillen und Feldheuschrecken im Siebengebierge und auf dem Rodderberg bei Bonn (Orthoptera: Saltatoria). Decheniana - Beihefte Bd. 21; S.:1-141.

Franz, H. (1933): Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. Zoogeographica Bd.1; S.:551-565. Jena

Froehlich, C. & E.Holtzem (1987): Bemerkenswerte Funde von Sichelschrecken (Phaneropterinae,Orthoptera: Tettigoniidae) mit neuer Methodik. Naturschutz u.Ornithologie in Rh.-Pfalz Bd.4(4): 902-904.

Harz, K. (1960): Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera). Dahl,Fr. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 46.Teil. Gustav Fischer Verlag, Jena

Heinrich, W. & R.Marstaller (1973): Übersicht über die Pflanzengesellschaften der Umgebung von Jena in Thüringen. Wiss.Zeitschr. FSU Jena, Math.-Nat.R., 22.Jg, Heft 3/4: 519-543.

Heller, K.-G. (1988): Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken. Ökologie in Forschung und Anwendung Bd. 1: 1-358. Verlag Josef Margraf, Weikersheim.

Helversen v. O. (1989): Bemerkungen zu *Chorthippus biguttulus hedickei* (RAMME 1942) und Beschreibung von *Chorthippus biguttulus euhedickei n.ssp.* Articulata 4: 26-34.

Ingrisch, S. (1986): The plurennial life cycles of the european Tettigoniidae.1.The effect of temperature on embryonic developement and hatching. Oecologia, Bd.70:606-616. Berlin

-(1985): Effect of hibernation length on termination of diapause in European Tettigoniidae(Insecta:Orthoptera) Oecologia,Berlin Bd.65; S.376-381

Karelina, R.I. (1961): Injurious acridoids of Yakutia (Biology, ecology and control) (ru.) Diss.leningr.Sel.khoz.Inst.

Kiritani, K. & F.Nakasuji (1967): Estimation of the stage-specific survival rate in the insect population with overlapping stages. Res.Popul.Ecol. 9: 143-152

Köhler, G. (1985): *Stenobothrus crassipes* (Charp., 1825) (Orthoptera, Acrididae) - Erstnachweis für das Gebiet der DDR. Ent.Nachr. Ber. 29: 217-219.

-(1987): Die quantitative Erfassung von Feldheuschrecken. (Saltatoria: Acrididae) in zentraleuropäischen Halbtrockenrasen - Ein Methodenvergleich. Wiss. Zeitschr.Friedrich-Schiller-Univ. Jena; Naturwiss.Reihe; Jhg.36(3); S.:375-390.

-(1988): Zur Heuschreckenfauna der DDR - Artenspektrum, Arealgrenzen, Faunenveränderung (Insecta, Orthoptera: Saltatoria) Faun.Abh.Staatl.Mus.f.Tierkde.Dresden Bd.16(1):1-21.

-(1987): Die Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) im Mittleren Saaletal um Jena (Thüringen)- Bestandsaufnahme und Faunenveränderung in den letzten 50 Jahren. Wiss.Zeitschr.Friedrich-Schiller Univ.,Jena, Naturwiss.R. Jhg.36 (3); S.:391-435.

Kuehlhorn, F. (1955): Beitrag zur Verbreitung und Ökologie der Geradflügler des Harzes und seines südlichen und östlichen Vorlandes. Dtsch.Entomol. Zeitschrift N.F. Bd.2(I/II):279-295.

Manly, B.F.J. (1974): A comparison of methods for the analysis of insect stage-frequency data. Oecologia (Berl.) 17: 335-348.

-(1977): A further note on KIRITANI and NAKASUJI's model for stage-frequency data inclusing comments on the use of TUKEY's jackknife technique for estimating variances. Res.Popul.Ecol. 18: 177-186.

Manly, B.F.J. (1976): Extensions to KIRITANI and NAKASUJI's Method for analysing insect stage-frequency data. Res.Popul.Ecol. 17: 191-199.

-(1974) Estimation of stage-specific survival rates and other parameters for insect populations developing through several stages. Oecologia (Berlin) 15: 277-285.

Martens, J. & D. Glitz (1985): Nachtrag zum Schutzprogramm für Heuschrecken: Erstfund der Gestreiften Zartschrecke in Hamburg. Naturschutz und Landschaftspflege 10: 57-60; Schriftenreihe der Umweltbehörde; Hamburg

Müller, P. (1981) Arealsysteme und Biogeographie. Stuttgart

Oschmann, M. (1955): Verbreitung und Ökologie der Orthopteren um Jena. Staatsexamensarbeit Univ.Jena 19 S.

Oschmann, M (1973) Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren Faunistische Abhandlungen Staatl.Mus.Tierkde.Dreseden 4(21):177-206.

-(1966): Beitrag zu einer Orthopterenfauna Thüringens. Faun. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 6: 249-259.

Peter, H.-U.; Köhler, G. & A.Straka (1981): Zur Regeneration gestörter Ökosysteme - Die Wiederbesiedlung begifteter Rasenflächen durch Arthropoden. Wiss.Zeitsch.FSU Jena, Math.Naturwiss.R. 30.Jh.,Heft 5: 645-660.

Rabeler, W. (1955): Zur Ökologie und Systematik von Heuschreckenbeständen nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. Mitt.flor.-soz.Arbeitsgem. N.F.5; S.:184-192. Stolzenau/Weser

Richards, O.W. & Waloff, N. (1954): Studies on the Biology and Population Dynamics of British Grasshoppers. Anti-Locust Bulletin 17; Brit.Mus.(nat.Hist.) S.:1-182.

Rubzov, J.A. (1935): Phase variation in non-swarming grasshoppers. Bull.ent.res. 26: 499-524.

Schmidt, G.H. (1978): Ein Beitrag zur Taxonomie von *Chorthippus (Glyptobothrus) biguttulus L.* (Insecta:Saltatoria:Acrididae) Zool.Anz., Jena. Bd. 201(3/4); S.:245-259.

Sergeev, M.G. (1986): Regularities of the distribution of Orthoptera of nothern Asia. (ru.) Novosibirsk

Smettan, H. (1986): Die Heuschrecken, Ohrwürmer und Schaben des Kaisergebirges/Tirol. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 79. S.:1-93.

Tröger, E.J. (1986): Die Südliche Eichenschrecke, Meconema meridionale COSTA (Satatoria: Ensifera: Meconematidae), erobert die Städte am Oberrhein. Ent.Z. Jhg.96(16); S.:229-232.

Uvarov, B.P. (1929): Composition and origin of the palaearctic fauna of orthoptera. C.R.X.Congr.int.Zool. 1927: 1516 - 1524.